云 南 植 物 研 究 1998, 20(2): 183~192
Acta Botanica Yunnanica

云南热带、亚热带蕨类植物根际土壤中的VA菌根真菌*

赵之伟
(云南大学生物系,昆明 650091)

摘要 对云南热带、亚热带地区的256种蕨类植物的VA菌根状况进行了调查;从具有VA菌根的蕨类植物根际土壤中分离鉴定了分属于无梗囊霉(*Acaulospora*)、巨孢囊霉(*Gigaspora*)、球囊霉(*Glomus*)、硬囊霉属(*Sclerocystis*)和盾孢囊霉属(*Scutellospora*)的25种VA菌根真菌,其中,8种属于国内新记录种。本文对这些植物的VA菌根状况及其进化进行了讨论,并对25种真菌的分类特征进行了描述。

关键词 VA菌根真菌,蕨类植物,进化
分类号 Q945.8

VA Mycorrhizal Fungi in the Rhizosphere Soil of Tropical and Subtropical Pteridophytes in Yunnan

ZHAO Zhi-Wei
(*Department of Biology, Yunnan University*, Kunming 650091)

Abstract Survey was made on the VA mycorrhizal states of 256 pteridophtes species in the tropical and subtropical areas of Yunnan.Twenty five species of VA mycorrhizal fungi were isolated and identified from the fern roots and rhizosphere soil of mycorrhized pteridophytes . The 25 species of fungi belong to the genera of *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Sclerocystis* and *Scutellospora* respectly, among which, 8 species were new record of China. Concerning mycorrhizal states and their evolution of these pteridophytes was disussed, and the taxonomic characters of the 25 fungi species were described in this article.

Key words VA mycorrhizal fungi, Pteridophyte, Evolution

VA菌根(Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza)是真菌与维管束植物形成的共生体,它对于植物的矿质营养、抗病、植物的适应、进化以及农作物的产量、品质等都有重要的影响(国家自然科学基金委员会,1996;West, 1996),因而近年来,VA菌根的研究已成为真菌研究中最活跃的领域之一。蕨类植物与真菌形成的VA菌根,已在古生代泥盆纪至石炭纪繁茂的古蕨类莱尼蕨(*Rhine*)和星木(*Asteroxylon*)的根茎(Rhizome)化石中被普遍发现(Taylor *et al*, 1995;Remy*et al*, 1994;Stubblefield *et al*, 1988),被认为是最早的VA菌根,对于陆生植物的起源和进化具有重要的意义。经过三四亿年的演化,现存蕨类植物的VA菌根状况如何,与蕨类植物形成VA菌根的真菌类群等均不清楚。云南有蕨类植物1 500多种,占全国种类

*国家自然科学基金(39360018)和云南省自然科学基金资助课题(97C009M)
1997-06-11收稿,1997-07-16接受发表

(2 600 多种)的一半以上,而且各大分类群代表齐全,为进行蕨类植物 VA 菌根的研究提供了有利条件。从 1993 年至今,我们对云南热带、亚热带自然生长和少部分移栽到温室中的蕨类植物共 256 种,进行了 VA 菌根状况的调查,从植物根际土壤中分离得到了一批 VA 菌根真菌的孢子和孢子果,从中鉴定了分属于 5 个属的 25 种 VA 菌根真菌,本文报道这一研究结果。

1 材料和方法

1.1 样品采集

从云南省马关县、西畴县、屏边县、河口县、绿春县、金平县、西双版纳(勐仑)、昆明西山、筇竹寺等地自然生长的蕨类植物以及部分从野外移栽到温室中的观音座莲蕨采取根样和根际土样;根、土样分别按下述方法处理。

(1) 根样处理 新鲜根样剪成 1~3 cm 的小段放于装有 1/2 FAA 固定液(福尔马林 5 mL,冰醋酸 5 mL,70%的酒精 90 mL,用时稀释一倍)的青霉素小瓶中带回实验室(冰箱内可长期保存);然后按 Shannon *et al*(1982)的方法进行处理,检查记录根部的感染情况。

(2) 土样处理 根部被真菌感染形成 VA 菌根的蕨类植物根际土,用湿筛法 (程桂荪,1986)从中分离 VA 菌根真菌的孢子和孢子果。

1.2 VA 菌根真菌的鉴定

按照 Morton (1988)介绍的方法,参考 Hall(1984)和 Trappe(1982)的检索表以及"Mycologia"和"Mycotaxon"等发表的有关分类单元进行 VA 菌根真菌的鉴定。鉴定后的孢子和孢子果,除用 PVL(Morton, 1988)做成封片保存外,其余孢子或孢子果于 5%的福尔马林中保存,全部标本保存在云南大学生物系。

2 结 果

2.1 蕨类植物的 VA 菌根状况

VA 菌根无明显的肉眼可识别的外部特征,只有通过根组织的内部解剖特征才能确认;经处理后的根样在光学显微镜下,菌丝、泡囊、丛枝被染成红色,植物细胞染不上颜色。由于不是所有 VA 菌根真菌感染植物的根后均能在根组织中形成泡囊 (vesicle),但丛枝(arbuscular)却是这类内生菌根较为稳定的一个特征,因而目前国外多数菌根学家已不再用 VA 菌根这一术语,而是将其称为丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhiza)。因此,本文在判别蕨类植物是否具有 VA 菌根时,也以根组织中是否形成丛枝作为判别标准,每个根样检查 50 个以上 0.5~1 mm 的小段,只要有一个小段检查到丛枝,则认为这种植物具有 VA 菌根(不考虑感染程度如何)。另外,若一种植物在一种生态条件下有 VA 菌根,而在别的地方或同一地点不同植株采到的样品无 VA 菌根,则认为这种植物是兼性菌根营养的(Facultative mycotrophic);若同种植物在两个以上不同地点,不同植株的根样中均检查到有 VA 菌根,则认为这种植物是菌根营养的 (Mycotrophic),否则为自养的(Autotrophic)。按照上述标准,对 4 科 8 属 20 种拟蕨类植物和 37 科 95 属 236 种真蕨类植物进行了调查,结果见表 1。对大量的根样处理后还发现,从外部形态上看,具 VA 菌根的蕨类植物大多为肉质根,颜色较浅,根毛不发达或无根毛;但并不是具有这些特征的根就一定具有 VA 菌根。

2.2 蕨类植物根际土壤中的 VA 菌根真菌

在上述蕨类植物 VA 菌根状况调查的基础上,从具有 VA 菌根的蕨类植物对应的根际土样中用湿筛法筛取了 97 份孢子或孢子果,从中鉴定出了 25 个种(同一个种有几份标本),还有 37 份标本尚未能鉴定到种。现将已鉴定种的主要特征描述如下。

表 1　蕨类植物的 VA 菌根状况

Table 1　VA mycorrhized states of Pteridophytes

植物类群		调查种数	菌根营养	兼性菌根营养	自　养
拟蕨类		20	0(0)	9(45)	11(55)
真蕨类	厚囊蕨类植物	12	11(92)	1(8)	0(0)
	薄囊蕨类植物	224	33(15)	31(14)	160(71)
总　计		256	44(17)	41(17)	171(67)

注：表中括号内的数字表示该项在本类群植物中所占的百分比。

孔窝无梗囊霉　新记录种

Acaulospora foveata Trappe & Janos, Mycotaxon, 15: 515～522, 1982.

孢子① 单生于土壤中，侧生于菌丝上，菌丝顶端膨大形成的球形顶端（globoseterminus)不常见；孢子球形至椭圆形，100～300(–400)×200～350(–450)μm，幼时孢子黄棕色至淡红棕色，成熟孢子红棕色至黑棕色。孢壁两层，外层厚 8～15 μm，黄棕色，其上具有圆形，椭圆形或不规则的下陷纹孔(图版 Ⅰ：1)，4～10×4～16 μm，深 1.0～3.5 μm 纹孔之间的隔宽 0.5～15 μm；内壁紧贴于外壁内，在压碎的孢子中可分开，厚 2 μm 左右，透明，Melser's 剂中为黄棕色。

从疏叶卷柏 *Selaginella remotifolia* Spring，圆基原始观音座莲 *Archangiopteris subrotundata* Ching，普通针毛蕨 *Macrothelypteris toressiana* (Gaud.) Ching 等植物的根际土壤中分离到。只收藏有标本封片。

光壁无梗囊霉

Acaulospora laevis Gerd. & Trappe , Mycologia Mem. 5:1～76, 1974.

孢子单生于土壤中，侧生于菌丝上，球形顶端不易见。孢子球形或近球形，100～250 μm，浅黄色至棕色。孢壁厚 4～8 μm，可分为 3 层，外层(w1)厚 2～5 μm，光滑，棕黄色，内两层为差不多等厚的透明膜壁(w2，w3)；Melzer's 剂中反应不明显。仅从刺齿贯众 *Cyrtomium caryotideum* (Wall. ex Hook et Grev.) Presl. f. *caryotideum*(西山)的根际土壤中分离到，只收藏有标本封片。

刺状无梗囊霉

Acaulospora spinosa Walker & Trappe. Mycotaxon, 12: 515～521, 1981.

孢子单生于土壤中，侧生于菌丝上，球形顶端不易见到。孢子球形，近球形至不规则，90～300×110～350 μm，幼时孢子浅黄色，成熟时变为深棕黄色。孢子壁厚 4～8 μm 可分为 3 层，w1 为单位壁，厚 2～6 μm，其上饰有针状刺突，刺突基部直径 0.2～0.6 μm，高 2～6 μm；w2，w3 为差不多等厚(1～2 μm)的透明膜壁；3 层壁易分开(图版 Ⅰ：2)，Melzer's 剂中反应不明显。

从镰叶瘤足蕨 *Plagiogyria distinctissima* Ching，刺齿贯众 *Cyrtomiumcaryotideum* (Wall. ex Hook et Grev.) Presl. f. *caryotideum* (昆明)和台湾复叶耳蕨 *Arachniodes globisora* (Hayata) Ching 等植物的根际土壤中分离得到。标本号：ASPN970226；AS970313。

大巨孢囊霉

Gigaspora gigantea (Nicol. 0306 Gerd.) Gerd. & Trappe, Mycologia Mem. 5: 1～176 , 1974.

孢子单生于土壤中，球形至近球形，200～480 μm，幼时孢子透明至淡黄色，成熟孢子绿黄色。孢子端生于膨大的胚柄状细胞(suspensor–like cell)上，胚柄状细胞宽棒形或近长椭圆形，18～40×25～70 μm，壁厚 1～2 μm；孢子壁厚 4～10 μm，可分为两层，外层壁透明，易碎，厚 2～4 μm；内层黄褐色，厚 4～6 μm，没有分

①传统上将内养囊霉属，巨孢囊霉属，无梗囊霉属和盾孢囊霉属真菌产生的孢子称为拟接合孢子(azygospore)；将球囊霉和硬囊霉属产生的孢子称为厚垣孢子(chlamydospore)，本文将不作这种区分而统称为孢子。

离到土生辅助细胞(auxiliary cell)。关于土生辅助细胞(Auxiliary cell),曾有多种名称,如土生泡囊(soil bornvescile),附属泡囊(associated vescile),外生泡囊(ectra-vescile)等。在Walker *et al* (1986)将盾孢囊霉属(*Scutellospora*)从巨孢囊霉属(*Gigaspora*)分出之前,辅助细胞一直被作为种的特征进行描述,Walker *et al* 根据孢子壁层的组成结构;孢子是否产生盾片状或卵形的萌发腔(germination shield)以及辅助细胞表面的的结构而从 *Gigaspora* 中划分出 *Scutellospora* 后,发现辅助细胞只在区分 *Gigasopra* 和 *Scutellospora* 这2个属时有一定意义,而在鉴定种时意义不大,因而也就不再是描述一个种必不可少的特征,因此,作者也就没有刻意从土壤中筛取辅助细胞。仅从刺齿贯众 *Cyrtomium caryotideum* (Wall. ex Hook et Grev.) Presl. f.caryotideum (昆明西山)的根际土壤中分离到。标本号:GGGN961126。

近明球囊霉

Glomus claroideum Schenck & Smith, Mycologia, 74:77~92, 1982.

孢子单生或偶尔松散成簇生于土壤中,孢子球形,近球形至不规则形,60~156×70~180 μm,幼龄孢子透明至淡黄色,成熟孢子棕黄色,表面常有一些不定形附属物或土壤颗粒;孢子壁厚4~8 μm,2层,不易分开,外层厚2~5 μm,黄棕色;内层1~3 μm,淡黄色。连孢菌丝(subtending hyphe,以下简称连丝)单根,直接连接或在连点处稍缢缩,连点处直径5~8 μm,连丝壁厚1~3 μm,靠近连点处较厚,离开孢子基部后骤然减薄(图版Ⅰ:3),连点由孢壁阻塞(幼时孢子不阻塞)。

从西南假毛蕨 *Pseudocyclosorus esquirolii* (Christ.) Ching,普通凤丫蕨 *Coniogramme intermedia* Hieron的根际土壤中分离到。标本号:LCLR961126。

明球囊霉

Glomus clarum Nicol. & Schenck, Mycologia, 71:178~198, 1979.

孢子大量成簇或成堆形成于植物根表皮细胞中,但也可在土壤中单生;球形至近球形,变化较大,直径60~260 μm,通常在土壤中形成的孢子体积比在根组织中形成的大,而在根组织中形成的孢子大小较为均匀。孢子透明至淡黄色,多数土壤中形成的孢子具有粘质外套(图版Ⅰ:7),随年龄外套脱落或在孢子表面形成一些多绉或多疣状突起,孢壁厚6~25 μm,可分为两层,外层厚5~20 μm,透明至淡黄色,内层为一膜状壁(membranous wall),透明,厚1~1.5 μm。连丝单根稍成漏斗状或圆柱状,连点处直径15~50 μm,壁厚6~30 μm,靠近孢子基部厚,离孢子而去逐渐减薄;连丝可下延到孢子基部下450 μm;幼龄孢子连点孔不阻塞,连点孔直径2~5 μm(图版Ⅰ:7),成熟孢子为一突起的隔阻塞。

从河口原始观音座莲 *Archaniopteris hokouensis* Ching,团叶鳞始蕨 *Lindsaea ensifolia* Sw.,大理碎米蕨 *Cheilosoria hancokii* (Bak.) Ching,扇叶铁线蕨 *Adiantum flabellulatum* L.,粤北双盖蕨 *Diplasium splendens* Ching,无齿介蕨 *Dryoathyrium edentulum* (Kunze) Ching,河口毛蕨 *Cyclosorus hokouensis* Ching,耳羽钩毛蕨 *Cyclogramma auriculata* (J. Sm.) Ching 和台湾复叶耳蕨 *Arachniodes globisora* (Hayata) Ching 的根际土壤中分离到。标本号:LCLR970402;LCLR970403;LCLR970409。

缩球囊霉

Glomus constrictum Trappe, Mycotaxon, 6: 359~366, 1977.

孢子于土壤中单生或松散成簇,球形至近球形,直径120~350 μm,成熟孢子黑棕色至黑色。孢子壁厚6~16 μm,深棕色。连丝直形或沿孢子壁弯曲,典型的连丝在紧接于孢子下骤然缢缩8~18 μm,在缢缩点之下又膨大至15~30 μm,连丝在连点处菌丝壁颜色较深,呈深棕色,厚3~5 μm,离开孢子后颜色逐渐变浅,连丝壁也逐渐变薄,膨大部分连丝壁厚2~3 μm,膨大部分和缢缩点间常长出一些很细的菌丝将一些土壤颗粒紧紧包在孢子基部(图版Ⅰ,5),在膨大的连丝下连着二分叉的菌丝(图版Ⅰ,5)。

本种真菌是蕨类植物根际土壤中的优势种,从热带和亚热带的很多种蕨类植物的根际土壤中多次分离到。该种真菌的模式产地是墨西哥热带雨林和美国加州中部受水淹的土壤,看来这是一个喜湿热的种,而湿热条件也正好是许多蕨类植物的理想生境。也有人(张美庆等,1991)从我国北方(北京,新疆)分离到这种

真菌，说明这种真菌的适应能力是极广的。

从以下蕨类植物根际土壤中分离到了这种真菌：

垫状卷柏 *Selaginella pulvinata* (Hook et Grev.) Maxim，粗茎卷柏 *Selaginella frondosa* Warb.，心脏叶瓶尔小草 *Ophioglossum reticulatum* L.，狭叶瓶尔小草 *Ophioglossum themale* Kom.，圆基原始观音座莲 *Archangiopteris subrotundata* Ching，二回原始观音座莲 *Archangioptris bipinnata* Ching，亨利原始观音座莲 *Archaniopteris henryi* Christ. et Gies.，河口观音座莲 *Angiopteris hokouensis* Ching，王氏观音座莲 *Angiopteris wangii* Ching，海南海金沙 *Lygodium conforme* C.Chr (河口)，多毛鳞盖蕨 *Microlepia pilossima* Ching(马关)，虎克鳞盖蕨 *Microlepia hookeriana* (Wall.) Presl.，大理碎米蕨 *Cheilosoria hancockii* (Bak.) Ching etShing，黑足金粉蕨 *Onychium contigium* Hope，亮叶金粉蕨 *Onychium lucidum* (Don.)Spring，普通铁线蕨 *Adiantum edgewothii* Hook，毛足铁线蕨 *Adiantum bonatianum* Brause，普通凤丫蕨 *Coniogramme intermedia* Hieron，疏叶蹄盖蕨 *Athyriumdissitifolium* (Bak.) C. Chr，蒙自蹄盖蕨 *Athyrium mengtzeense* Hieron，肿足蕨 *Hypodematium crenatum* (Forsk) Kuhn.(筇竹寺)，河口毛蕨 *Cyclosorus hokouensis* Ching，丰产鳞毛鳞蕨 *Dryopteris fructuosa* Chris. (筇竹寺)，鸡足山耳蕨 *Polystichum jizhushanense* Ching(西山)，刺齿贯众 *Cyrtomium caryotideum* (Wall. ex Hook et Grev.) Presl. f. *caryotideum* (马关)，台湾复叶耳蕨 *Arachniodes globisora* (Hayata) Ching 等。标本号：LTNC961126;LC970313;LCNS970313;LMNS970401;LCNS970402;LMNS970402;LCNS970408。

沙荒球囊霉

Glomus deserticola Trappe, Bloss et Menge, Mycotaxon, 20: 123～127, 1984.

孢子于土壤中单生或松散成簇(图版号 I：8)，球形至椭圆形，(50～110)×(55～120) μm，淡红棕色至深红棕色。孢子壁单层，厚 2～6 μm;成熟孢子连丝连点处直径 5～12 μm，柱状或稍呈漏斗状，连丝壁在靠近连点处加厚，可达 8 μm，呈淡红色，连点不阻塞(或被一个不易观察到的膜隔阻塞)，连点孔直径 1.5～4 μm。

仅从团叶鳞始蕨 *Lindsaea orbiculata* (L.) Mett.的根际土壤中分离到。标本号：LDSR970402;LDSR970403。

幼套球囊霉

Glomus etunicatum Becker & Gerd., Mycotaxon, 6: 29～32, 1977.

孢子单生于土壤中，球形，近球形至不规则，(90～160)×(100～190) μm，幼龄孢子透明，成熟孢子棕黄色。孢子壁两层，外层壁透明，厚 1～3 μm，随孢子成熟后剥离脱落，幼龄孢子中两层壁也极易分开;内壁层棕黄色，厚 4～8 μm。连丝连点处直径 6～10 μm，简单连接，连点为孢壁阻塞。

从石松 *Lycopodium japonicum* Thunb. (屏边)，紫萁 *Osmunda japonica* Thunb.(屏边)，海南海金沙 *Lygodium conforme* C. Chr(勐仑)，中华桫椤 *Alsophila constularis* Bak. (屏边)，黑足金粉蕨 *Onychium contigium* Hope 的根际土中分离到。标本号：LTNC961027。

集球囊霉

Glomus fasciculatum (Thaxter) Gerd. & Trappe, Mycologia Mem. 5: 1～76, 1974.

孢子于土壤中单生，松散集生(图版 I：10)或紧密成簇生于被称为无包被的孢子果中(图版 I：9)。孢子球形，近球形，椭圆形或不规则，(50～150)×(55～150) μm，淡黄色至淡棕黄色，孢子壁厚 5～12 μm，可分为 3 层，外层(w1)为透明的单位壁(unite wall)，厚 0.5～1.5 μ m，很不易观察到，w2 为层状壁(laminated wall)，厚 5～10 μm，淡黄色至淡黄棕色，w3 为紧于 w2 内的透明膜状壁(membranous wall)，< 1 μm，通常观察不到，但在 Melzer's 剂中 w3 被染成成红棕色而较易观察。连丝长存，颜色通常比孢子颜色淡，扩张或直形，连点处宽 6～15 μm，连丝壁厚 4～6 μm，在连点下逐渐减薄，连点孔开放或被加厚的 w2 阻塞。按照 Walker & Koske(1987)的意见，束球囊霉“无包被的孢子果”并不是该种真菌的一个重要分类特征，只要知道该真菌的

孢子能紧密成簇产生就行了，因而在此也不对孢子果进行详细的描述；另外，据 Walker 称，狭义的束球囊霉 *Glomus fasiculatum* (Thaxter)Gerd. & Trappe sensu stricto 是一个不常见的种，而历史上，很多其他一些真菌种都被错误地鉴定为这个种，而且在公开刊物上发表，引起了不少混乱，因此，Walker *et al* 对这个种进行了重新描述，本文描述的种也是狭义的束球囊霉 *Glomus fasciculatum* (Thaxter) Gerd. & Trappe sensu stricto。

从镰叶瘤足蕨 *Plagiogyria distissima* Ching，乌柄碗蕨 *Dennstaedtia melanostipes* Ching，多毛鳞盖蕨 *Microlepia pilosissima* Ching，虎克鳞盖蕨 *Microlepia hookeriana* (Wall.) Presl.，乌蕨 *Steroloma chusanum*(L.) Ching（河口），普通铁线蕨 Adiantum edgwothii Hook（屏边），禾秆亮毛蕨 Acystopteris tenuisecta (Bl.) Tagawa(屏边)，大围山毛轴线盖蕨 *Monomelangium pullingeri* (Bak.)Tagawa var. *daweishannicolum* W. M. Chu var. nov.(ined.)，普通针毛蕨 *Macrothelypteris toressiana* (Gaud.) Ching，圣蕨 *Dictyocline griffithii* Moore，稀羽鳞毛蕨 *Dryopteris sparsa* (Don.)Ktze.，灰绿耳蕨 *Polystichum eximium* (Mett. ex Kuhn) C Chr(屏边)，台湾复叶耳蕨 *Arachniodes globisora* (Hayata)Ching，弯柄假复叶耳蕨 *Acrorumohra diffract* (Bak.) H. Ito 的根际土壤中分离得到。标本号：LF970226；LF970227；LF970306；LF970313；LFSC970402。

地球囊霉

Glomus geospora (Nicol. & Gerd.) Walker, Mycotaxon, 15:49～61, 1982.

孢子单生于土壤中，球形，近球形或倒卵形，直径 90～260 μm，幼龄孢子淡黄色至透明，成熟孢子深黄棕色至深红棕色。孢壁厚 4～16 μm，可分为 2 层或 3 层，外层极薄<1 μm，透明，幼龄孢子中易观察到，成熟孢子由于孢子颜色较深通常观察不到（或这层壁已经脱落），第 2 层壁为黄棕色至红棕色的层状壁，厚 3～16 μm，第 3 层壁（若存在）为紧贴于第 2 层内的一层极薄(<1 μm)内壁（也可能是第 2 壁中的一个片层），通常不能清楚地观察到，Melzer's 剂中反应也不明显。

连丝直形至弯曲，简单至稍呈漏斗状或稍缢缩，少数孢子有两根连丝，通常连丝可长达 150 μm 以上，连点处宽 10～20 μm，壁厚 0.5～2.5 μm，连丝壁在孢子基部下 30～100 μm 范围内均有加厚，并在这一范围内逐渐减薄（图版 I：6）。

从云南观音座莲 *Angiopteris yunnanensis* Heiron，乌蕨 *Steroloma chusanum* (L.)Ching(河口)，狗脊蕨 *Woodwardia japonica* (L. f.) Sm. 的根际土壤中分离得到。标本号：LGSP960116；LGSP970306。

薄壁球囊霉 新记录种

Glomus leptotichum Schenck & Smith, Mycologia, 74:77～92, 1982.

孢子单生于土壤中，但在贴于根表产生的孢子常成簇;。孢子球形，变化较大，直径 50～250 μm；近球形，卵圆形或不规则形，(100～220)×(150～260) μm，幼龄孢子透明至淡黄色，成熟孢子灰白色至浅黄；孢壁单层，厚 2～8 μm，通常 3～4 μm，孢子表面常有一些附着物或表面呈脱斑状，有些孢子还有不明显的网状饰物。连丝在连点处宽 8～25 μm，从连点往下逐渐变细（锥减），连点孔开放或被楔入到连丝中的膜隔开，或被壁阻塞，连点孔直径 4～8 μm。

从心脏叶瓶尔小草 *Ophioglossum reticulatum* L.，有梗瓶尔小草 *Ophioglossum petiolatum* Hook，对马耳蕨 *Polystichum tsus-simense* (Hook) J. Sm.(马关)的根际土壤中分离到。标本号：LLOR02；LLPT970122；LL970313。

隐形球囊霉

Glomus occultum Walker, Mycotaxon, 15: 49～61, 1982.

孢子于土壤中单生或松散成丛，或于根表皮内紧密成堆，透明至灰白色，卵球形，多角形至不规则形（图版 I：11），(30～90)×(35～120) μm，通常宽大于长（图版 I：12），球形者少见。孢子壁厚 2～8 μm，可分为 2 或 3 层，外层为一极薄的透明壁，<1 μm，在幼龄孢子中易观察到，成熟孢子不易见到，内层为 2～7 μm 的透

明至略带黄色的层状壁，成熟后为 3 层壁结构，则上述层状壁分为差不多等厚的两层壁;孢子表面还常具有一些沉积物，幼龄孢子尤其明显，随孢子成熟而脱落，但不会在孢子表面形成装饰物。连丝中轴连接或偏斜，或沿孢子壁弯曲，连点处宽 3～12 μm，壁厚 0.5～3 μm，与孢子壁连续，连点孔开放或在连丝中由一隔膜阻塞，连点孔直径 1.5～10 μm，连丝长度通常小于 50 μm。

从普通针毛蕨 *Macrothelypteris toressiana* (Gaud.)Ching 和边缘鳞盖蕨 Microlepia marginata (Houtt.) C. Chr 的根际土壤中分离到。标本号：LCL970403。

单孢球囊霉　新记录种

Glomus monosporum Gerd. & Trappe, Mycologia Mem. 5:1～76, 1974.

孢子 1～3 个，通常是一个包在由灰色分枝，直径 0.8～6 μm 的菌丝网织成的孢子果中，生于土壤中；孢子球形至椭球形，直径变化较大，100～350 μm，黄棕色至深棕色，孢子可以被菌丝完全包裹，或只包裹一部分，或只有少量菌丝残存于孢子基部。孢子壁厚 4～12 μm，分为两层，外层为一层透明薄壁，厚 0.5～1.2 μm，通常不易观察到或在成熟孢子中脱落，内壁厚 4～10 μm，黄棕色，有些孢子还在这层壁上形成稀疏、基部 0.5～2 μm，高 1.2～3.5 μm 的小刺突。连孢菌丝直形或沿孢子壁弯曲，基部柱形至漏斗形，不缢缩；连点处直径 4～16 μm，连丝壁透明至淡黄色，厚 0.6～2 μm，有些孢子具两根连丝(图版 Ⅰ：4)。

从河口原始观音座莲 *Archaniopteris hokouensis* Ching，云南观音座莲 *Aniopterisyunnanensis* Hieron，河口观音座莲 *Aniopteris hokouensis* Ching，王氏观音座莲 *Angiopteris wangii* Ching，团叶鳞始蕨 *Lindsaea robiculata* (L.)Mett.，扇叶铁线蕨 *Adiantumflabellulatum* L.，粤北双盖蕨 *Diplazium splendens* Ching，大围山毛轴线盖蕨 *Monomelangium pullingeri* (Bak.) Tagawa var. *daweishannicolum* W. M. Chu, var. nov.(ined.)，紫轴毛蕨 *Cyclosorus subnigrescens* Ching et W. M. Chu(ined.)，普通针毛蕨 *Macrothelypteris toressiana* (Gaud.) Ching，东方乌毛蕨 *Blechnum orentale* L.(屏边)，对马耳蕨 *Ploystichum tsus-simense* (Hook) J. Sm. 的根际土壤中分离到。标本号:LMNS95009；LMNS95011；LMNS95012;LMNS95053;LMNS960116；LMNS960321；LMNS960327;LMNS060329;LMNS960330;LM970313;LMNS970403。

枫香硬囊霉

Sclerocystis liquidambaris Wu & Chen, Tran. Mycol. Soc. China, 2: 73～83, 1987.

孢子果圆形，近圆形，棕色至黑棕色，250～600 μm，孢子单层绕由菌丝构成的中央菌丝组织单层排列(图版 Ⅱ：1，2);中央菌丝组织直径 200～350 μm，构成中央菌丝组织的菌丝无色至淡黄色，直径 0.5～10 μm；孢子果表面被从孢子间伸出的“侧丝”膨大顶端包裹而形成外果被，侧丝起源于中央菌丝，端部膨大，棒状，很象是发育不良的孢子，膨大部分壁厚 2～8 μm，端壁不加厚(图版 Ⅱ：3)，浅黄色至深黄棕色。孢子柱状，棒状至倒卵形，(90～140(× (30～70) μm，黄棕色至深棕色，孢子端壁加厚，15～25 μm，侧壁厚 2.5～4 μm，与连丝相连的基部壁又稍加厚；连点处直径 4～12 μm，连点孔开放或为加厚的基部壁阻塞。

本种真菌由于具有特征性的侧丝而易与其他硬囊霉属的真菌区分开。我国已有人报道从杭州分离到(王幼珊等，1996)。

仅从苍山蹄盖蕨 *Athyrium biserrulatum* Christ. 的根际土壤中分离到。标本号：SLQD961027。

台湾硬囊霉

Sclerocystis taiwanensis Wu & Chen, Trans. Mycol. Soc. China, 2:73～83, 1987.

孢子果棕色至深红棕色，球形，近球形至椭圆形，(120～320)× (150～300) μm，孢子绕中央菌丝组织单层排列(图版 Ⅱ：4,5)，无外果被，中央菌丝组织直径 100～230 μm，构成中央菌丝组织的菌丝灰白色至淡黄色，直径 0.8～6 μm。孢子短棒状，柱形，三角形或倒卵形，(35～90)× (20～40) μm，孢子端壁加厚，5～16 μm，深棕色至黑色，侧壁 2～4 μm，棕黄色，孢壁可分为 2 层，外层为极薄的透明壁，<1 μm，成熟孢子由于孢子颜色较深而难于辨认，幼龄孢子较易观察；内壁层为单位壁，棕黄色。连丝在连点处宽 4～8 μm，多数孢子连点孔不阻塞(图版 Ⅱ：5)，连点孔直径 0.8～3.2 μm，少数孢子连点孔被孢子基部加厚的壁阻塞。

从大理碎米蕨 *Cheilosoria* hancockii (Bak.) Ching et Shing(筇竹寺)，苍山蹄盖蕨 *Athyrium biserrulatum* Christ. 的根际土壤中分离到。标本号：STWN961027。

聚生盾孢囊霉 新记录种

Scutellospora gregaria (Schenk & Nicol.) Walker & Sanders, Mycologia, 71 : 178～198, 1979; Mycotaxon, 27: 169～182, 1986.

孢子单生于土壤中，球形，直径 230～460 μm，红棕色至黑棕色，端生至偏斜生于泡囊状胚柄细胞(suspensor–like cell)上(图版Ⅱ：7)，胚柄状细胞淡棕色，端生于菌丝上，宽 30～76 μm，壁厚 1.5～3.5 μm，从其上产生一或 2 根薄壁的菌丝突起伸向孢子。孢子壁厚 10～15 μm，可分为两组 3 层或 4 层，A 组包括一层淡黄色的外层单位壁(w1)，厚 1～4 μm，易碎，其上饰有基部直径 1～6 μm，高 1～4 μm 的疣状突起，紧贴于 w1 内为一层状壁(若分为 4 层则为 2 层)，黄色易碎，厚 5～12 μm；B 组为一层透明膜壁，厚 1 μm 左右。

本种真菌最大的特征是其辅助细胞"聚生"在一起成丛，孢子表面具较大的疣突。由于仅从河口原始观音座莲 *Archangiopteris hokouensis* Ching 的根际土壤中分离到孢子，孢子数量也有限，没有得到辅助细胞，也未观察到孢子内壁形成的萌发腔(germination sheild)。标本号：CGRG970409。

异配盾孢囊霉

Scutellospora heterogama (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders, Mycologia Mem. 5: 1～76, 1974; Mycotaxon, 27:169～182, 1986.

孢子球形，近球形，150～220 μm，黄棕色至深棕色，端生，近端生或侧生于泡状胚柄状细胞上，胚柄状细胞端生于菌丝顶端，宽 18～40 μm，黄色，靠近孢子基部颜色较深，壁厚 1～2 μm，靠近孢子基部增厚至 2.5～5 μm，很少见到由胚柄状细胞产生的伸向孢子的菌丝突起。孢子壁厚 4～11 μm，可分为 2 组 4 层(图版Ⅱ：8)；A 组含具疣状突起装饰的外层单位壁(w1)和紧贴于其内的精细成层的层状壁(w2)，w1 易碎，淡黄色，厚 1～2 μm，其上具致密的疣状突起，疣突基部直径 0.5～1.2 μm，高 0.5～1 μm；w2 黄棕色，为十分精致的层状壁(图版Ⅱ：8)，厚 3.5～10 μm；B 组为 2 层等厚(<1 μm)膜壁(w3, w4)，透明至淡黄色，Melzer's 剂中 w3, w4 均呈深棕色，2 层膜壁由一不定形的透明物质隔开(图版Ⅱ：8)，由于得到孢子不多，没有得辅助细胞，也没有清楚地观察到萌发腔(germination sheild)。

从中华桫椤 *Alsophila constularis* Bak.，稀子蕨 *Monachosorum henryi* Christ.，和鸡足山耳蕨 *Polystichum jizhushanense* Ching (昆明西山)的根际土壤中分离到。标本号：CHTR970227，CHTR970228。

桃形盾孢囊霉 新记录种

Scutellospora persica (Koske & Walker) Walker & Sanders, Mycologia, 71: 702～720, 1985; Mycotaxon, 27: 169～182, 1986.

孢子单于土壤中，端生于泡状胚柄状细胞上，球形，近球形至椭球形，(220～340)× (260～360) μm，淡桃红色至棕黄色。胚柄状细胞端生于菌丝顶端，近球形(图版Ⅱ：10)，(36～54)×(36～120) μm，颜色比孢子深，壁厚 2～5 μm，靠近孢子基部更厚，可达 7 μm，颜色也更深一些，其上很少见到有伸向孢子的菌丝。孢子壁厚 4～12 μm，可分为 2 组 3 层(图版Ⅱ：9)，A 组含一层外表具疣突的单位壁(w1)和紧贴于其内的层状壁(w2)，w1 透明，易碎，厚 0.5～1 μm，其上具有基部直径 0.5～0.8 μm，高约 0.5 μm 的致密疣突(图版Ⅱ：12)，w2 易碎，浅粉红色至黄棕色，厚 2～10 μm；B 组含一层厚 0.5～1 μm 的透胆膜状壁(w3)，由 w3 在孢子基部或侧面卷曲形成近圆形至不规则形的萌发腔(图版Ⅱ：11)，由萌发腔中产生一至两根萌发管。

本种真菌由于其孢子的形状和颜色均很象桃(*Prunus persica* L.)而取名为桃形盾孢囊霉。

从镰叶瘤足蕨 *Plagiogyria distinctissima* Ching(马关)，灰绿耳蕨 *Polystichum eximium* Ching(屏边)的根际土壤中分离到。标本号：CPRS970306；CPRS970310。

除以上描述的种外，还分离鉴定了双网无梗囊霉 *Acaulospora bireticulata* Rothw.& Trappe，细凹无梗囊霉 *Acaulospora scrobiculata* Trappe，瘤状无梗囊霉 Acaulospora tuberculata Janos & Trappe (新记录种

），多梗球囊霉 *Glomus multicaule* Gerdemann & Bakshi（新记录种），棒孢硬囊霉 *Sclerocystis clavispora* Trappe 和帚状硬囊霉 *Sclerocystis coremioides* Berk. & Broome（新记录种），这 6 个种的分类特征已在"菌物系统"（原真菌学报）中作过报道（赵之伟等，1997）。

3 讨 论

在被调查过的 256 种蕨类植物中，17％为菌根营养，16％属兼性菌根营养，67％为自养（表 1）。但这仅只是一个粗略的统计，随着被调查的蕨类植物的种类和生态类型的增加，兼性菌根营养所占的比例肯定会不断增加，因为在本文中很多植物只采集了一次样品，若继续在不同地点对某些植物进行采样调查，则可能会发现这些植物在一个地点是自养的，而在另一个生态条件下却是菌根营养的，于是这些植物就该归入兼性菌根营养；同样，菌根营养的种类也必将有一部分应归到兼性菌根营养中。

在拟蕨类植物中，只有兼性菌根营养的自养两种类型，而无专性菌根营养者。在真蕨类植物中，厚囊蕨类植物菌根营养的比例较高（92％，每种植物采样均在 2 次以上），且无自养类型；而在薄囊蕨中，自养类型占 71％，菌根营养和兼性菌根营养所占的比例都不高，分别是 15％和 14％（表 1）。据报道（Shannon *et al*, 1982），虽然拟蕨类的孢子体无专性菌根营养类型，而对 16 种石松（*Lycopodium*）植物的配子体进行调查时发现其配子体是菌根营养的；在真蕨类植物中较原始的厚囊蕨类植物仍保留了较高比例的菌根营养，而在较进化的薄囊蕨中，自养类型所占的比例却很高，尤其是在一些高级进化的分类群中，如肾蕨科（Nephrolepidaceae），骨碎补科（Davalliaceae），水龙骨科（Polypodiaceae），槲蕨科（Drynariaceae），剑蕨科（Loxogrammaceae）等科的植物几乎全为自养类型。根据以上情况，并结合有关的化石资料，可以初步认为：

（1）VA 菌根这种共生体的起源是较为古老的，它可能对于陆生维管束植物的起源和进化都曾起过重要作用，并继续在现存真蕨类较原始的厚囊蕨类植物，如原始观音座莲（*Archangiopteris*），观音座莲（*Angiopteris*），瓶尔小草（*Ophioglossum*）等属植物的营养、适应等方面发挥作用。因此，在对这类植物进行易地保护，引种栽培时，VA 菌根就是值得考虑的问题之一。

（2）在拟蕨类植物中，兼性菌根营养和自养可能是平行进化的；而在真蕨类植物中，可能由菌根营养向着兼性菌根营养最后摆脱菌根营养而行自养的趋势演化。当然也可能由 VA 菌根营养向着由子囊菌或担子菌形成的外生菌根营养的方向演化，这还需要进一步研究。

从已鉴定的 25 种 VA 菌根真菌看，球囊霉属（*Glomus*）真菌是蕨类植物根际土壤中的优势类群，11 种，占 44％（未能鉴定到种的标本大多数也属于球囊霉属），这当中，缩球囊霉 *Glomus constrictum* Trappe 和单孢球囊霉 *Glomus monosporum* Gerd. & Trappe 是最为常见的种；无梗囊霉（*Acaulospora*）6 种，占 24％；硬囊霉属（*Sclerocystis*）4 种，占 16％。从分离鉴定的蕨类植物根际土壤中的 VA 菌根真菌与蕨类植物之间的关系看，VA 菌根真菌与蕨类植物之间无明显的专一性，一种植物的根际土壤中可以分离到几种属于同属或不同属的 VA 菌根真菌，而同一种真菌也可从不同植物的根际土壤中分离到。关于植物根际土壤中 VA 菌根真菌的种群结构和动态，作者正在研究，将进一步作报道。

致谢　本项研究工作得到云南大学生态学和地植物学研究所朱维明教授，中科院昆明植物研究所臧穆研究员的支持和鼓励；研究中的蕨类植物根、土样的采集得到了云南大学生态学和地植物学研究所朱维明教授、张光飞、和兆荣和苏文华先生的帮助；全部蕨类植物标本由朱维明教授帮助鉴定；云南大学生物系 1995 届毕业生张涛，1996 届毕业生杜刚参加了部分室内工作。

参 考 文 献

王幼珊，张美庆，邢礼军等，1996. 我国东南沿海地区的 VA 菌根 I. 四种硬囊霉. 真菌学报，**15**(3): 161

张美庆，王幼珊，1991. 我国北部的七种 VA 菌根真菌. 真菌学报，**10**(1): 13

国家自然科学基金委员会编，1996. 自然科学发展战略调查报告——微生物学. 北京，科学出版社，77

赵之伟，杜 刚，1997. 云南热带蕨类植物根际土壤中的六种 VA 菌根真菌. 菌物系统，**16**(3): 326

程桂荪，1986. 土壤中 VA 菌根孢子数检测法. 微生物学通报，**13**(4): 169

Hall I R, 1984. Taxonomy of mycorrhizal fungi. In: Powell C L, Bagyaraj D J ed. VA Mycorrhiza. Florida: CRC Press, 57

Morton J B, 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon*, **32**: 267

Pirozynski K A, Marlloch D W, 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystem*, **6**: 153

Remy W, Taylor T N, Hass H *et al*, 1994. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc Natl Acad Sci USA*, **91**: 11841

Shannon M B, Kendrick B, 1982. Vesicular-Arbuscular mycorrhizae of southern Ontario ferns and fern-allies. *Mycologia*, **74**(5): 769

Stubblefield S P, Taylor T N, 1988. Recent advances in palaeomycology. *New Phytol*, **108**: 3

Taylor T N, Remy W, Hass H *et al*, 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the early Devonian. *Mycologia*, **87**(4): 560

Trappe J M, 1982. Synoptic key to the genera and species of zygomycetous mycorrhizal fungi. *Phytopath*, **72**(8): 1102

Walker C, Koske R E, 1987. Taxomomic concepts in the Endogonaceae : Ⅳ. Glomus fasciculatum redescribed. *Mycotaxon*, **30**: 253

Walker C, Sanders F E, 1986. Taxonomic concepts in the Endogonaceae : Ⅲ. The separation of Scutellospora gen. nov. from Gigaspora Gerd. Trappe.*Mycotaxon*, **27**: 169

West H M, 1996.Influence of arbuscular mycorrhizal infection on competition between Holcus lanatus and Dactylis glomerata . J Ecol. 84:429

图版说明

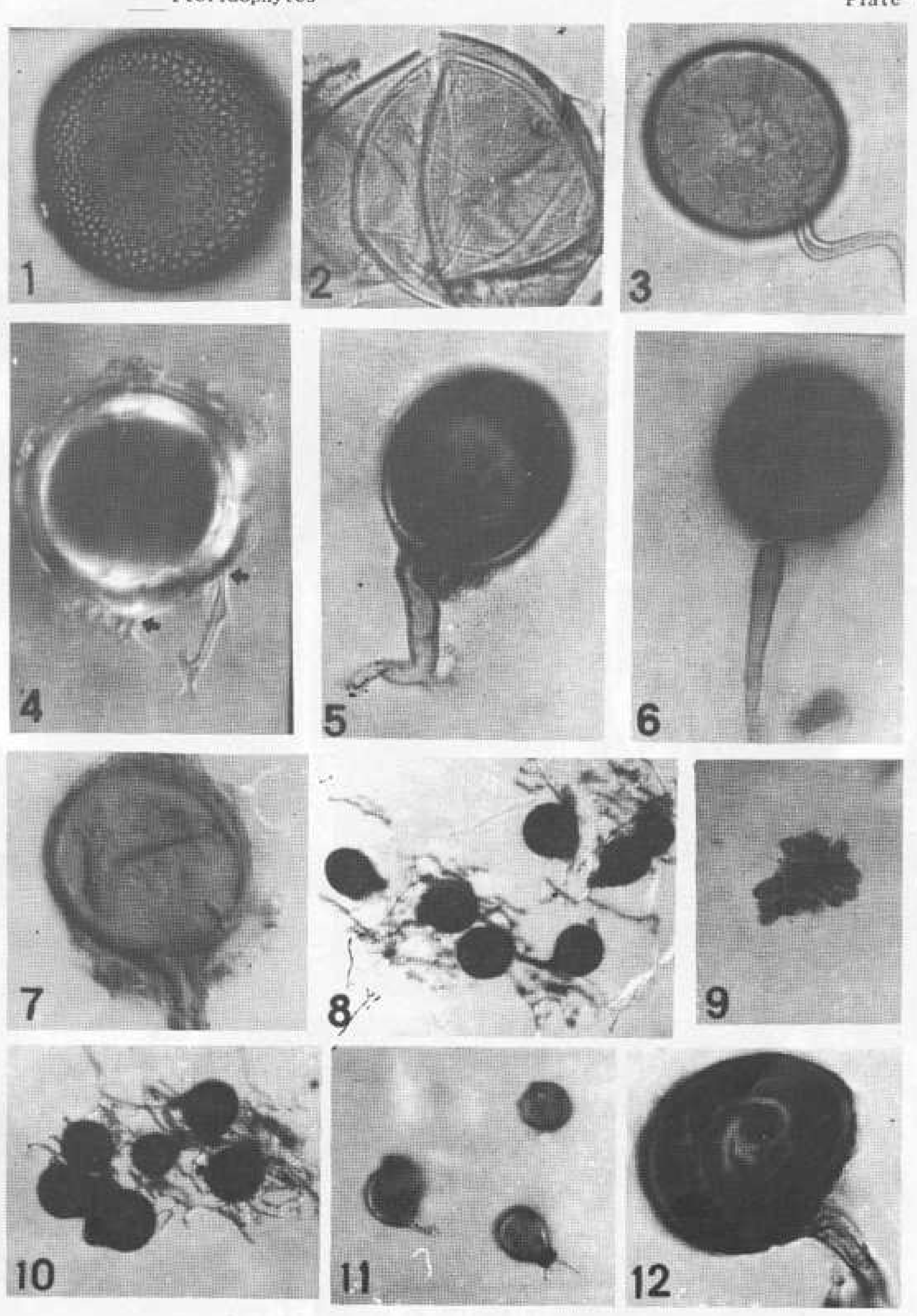
Ⅰ-1. 孔窝无梗囊霉，孢子及表面下陷的孔窝，×300；Ⅰ-2. 刺状无梗囊霉，分为 3 层的孢子壁，×400；Ⅰ-3. 近明球囊霉，孢子及连丝，×300；Ⅰ-4. 单孢球囊霉，孢子果中的一个孢子及 2 根连丝(箭头)，×250；Ⅰ-5. 缩球囊霉，孢子及缢缩的连丝，×320；Ⅰ-6. 地球囊霉，孢子及锥减的连丝，×320；Ⅰ-7. 明球囊霉，孢子和外表的粘质外套，开放的连点孔，×340；Ⅰ-8. 沙荒球囊霉，松散成簇的孢子，×80；Ⅰ-9. 集球囊霉，孢子果中的孢子，×60；Ⅰ-10.集球囊霉，松散集生的孢子，×90；Ⅰ-11.隐形球囊霉，多形的孢子，×50；Ⅰ-12.隐形球囊霉，宽大于长的孢子，×340。

Plates explanation

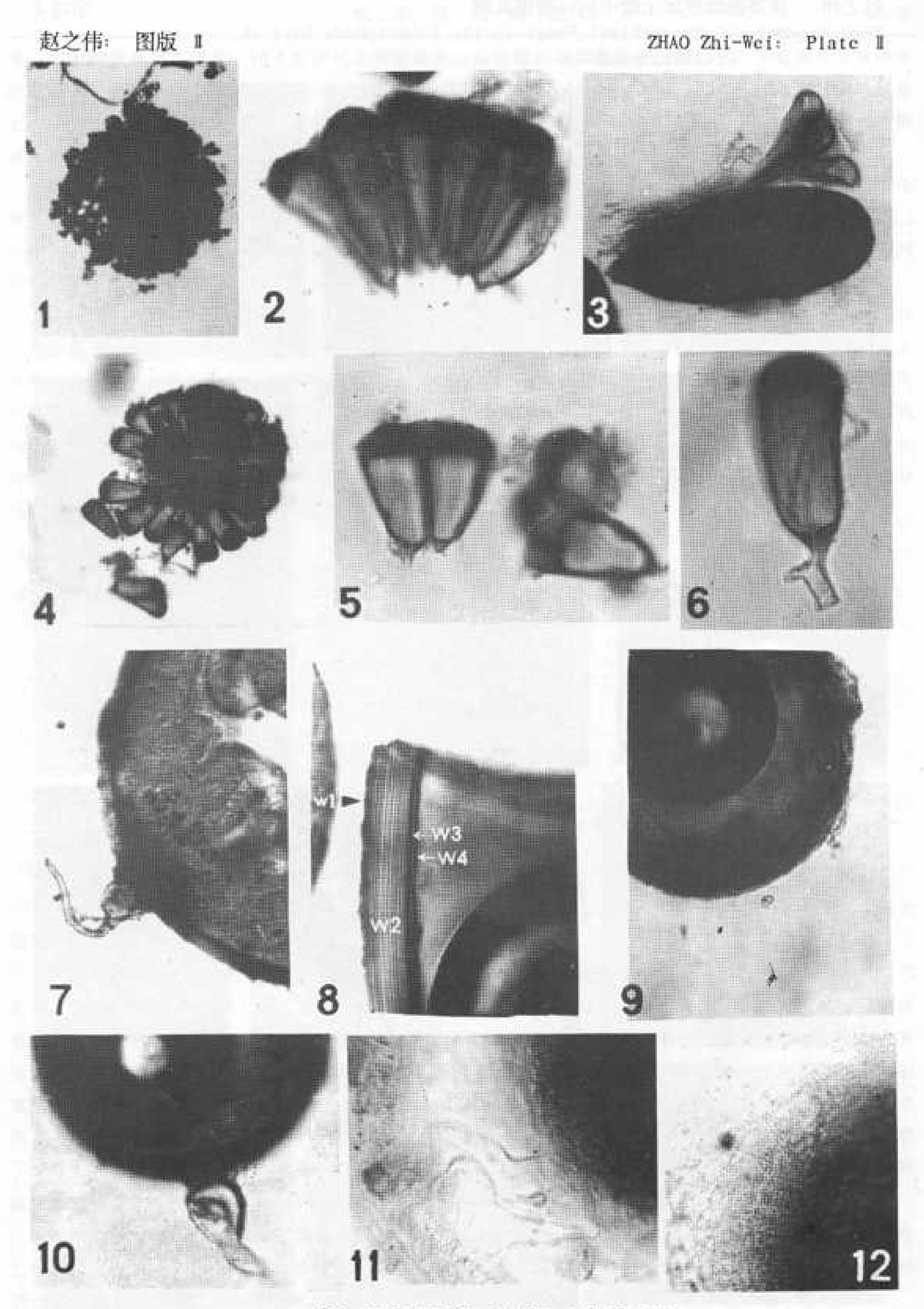
Ⅰ-1. *Acaulospora foveata* Trapee & Janos, spore and the pitted spore surface, × 300；Ⅰ-2. *Acaulospora spinosa* Walker & Trappe, three layers of spore wall, × 4 00；Ⅰ-3. *Glomus claroideum* Schenck & Smith, spore and subtending hypha, × 3 00；Ⅰ-4. *Glomus monosporum* Gerd. & Trappe, one spore in the sporocarp and two subtending hyphae(arrow), × 250；Ⅰ-5. *Glomus constricum* Trappe, spore and the constriced subtending hypha, × 320；Ⅰ-6. *Glomus geosporum* (Nicol. & Gerd.) Walker, spore and the tapered subtending hypha, ×320；Ⅰ-7. *Glomus clarum* Nicol. & Schenck, spore and the mucilage cover on the spore, the pore at the attachment point was open, ×340；Ⅰ-8. *Glomus deserticola* Trappe, Bloss et Menge, loose clustered spores, × 80；Ⅰ-9. *Glomus fasiculatum* (Thaxter) Gerd. & Trappe, spores in the sporocarp, × 60；Ⅰ-10. *G. fasciculatum*, loose clustered spores, × 90；Ⅰ-11. *Glomus occultum* Walker, multiform spores, ×50；Ⅰ-12. *G. occultum*, the wide of the spore larger than the lenth, ×340.

图版 I

Plate I



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text